

Deux Gastéropodes parasites d'une Holothurie Élasipode

par Philippe BOUCHET et Jørgen LÜTZEN *

Résumé. - La morphologie fonctionnelle de *Pisolamia brychius* (Watson), ectoparasite de l'Holothurie Élasipode *Oneirophanta mutabilis* Théel, est décrite. Les jeunes individus sont mâles, puis deviennent hermaphrodites simultanés. *Megadenus oneirophantae* n. sp. est un endoparasite intestinal à sexes séparés. Ces deux espèces abyssales se nourrissent du sang de leur hôte et représentent deux lignées adaptatives des Eulimidae au parasitisme des Holothuries.

Abstract. - The functional morphology of *Pisolamia brychius* (Watson), an ectoparasite on the ElasiPod Holothurian *Oneirophanta mutabilis* Théel, is described. Young individuals are male; with age they develop into simultaneous hermaphrodites. *Megadenus oneirophantae* n. sp. is a gonochoristic intestinal parasite. The two abyssal species feed on the host's blood and each represents an individual evolutionary line within the family Eulimidae.

Pisolamia brychius (Watson, 1883)

Pendant la deuxième moitié du XIX^e siècle, et encore au début de ce siècle, la plupart des Prosobranches parasites d'Échinodermes étaient rapportés au genre *Stilifer* Broderip, à partir du moment où ils possédaient une coquille. Les récentes études anatomiques ont montré que ce genre devait être restreint aux parasites internes d'Astérides (IVANOV, 1952) et que beaucoup d'autres espèces attribuées à ce genre devaient être en fait rapportées aux genres *Megadenus* Rosén, *Paramegadenus* Humphreys et Lützen, *Echineulima* Lützen et Nielsen, *Parastilifer* Ivanov et *Pelseeneria* Koehler et Vaney. Nous avons pu reconnaître chez *Stilifer brychius* Watson des caractères originaux pour lesquels nous avons créé le genre *Pisolamia* (BOUCHET et LÜTZEN, 1976).

Depuis, nous avons examiné la totalité du matériel appartenant au genre *Pisolamia* : son étude fait l'objet du présent travail.

A — SYSTÉMATIQUE, DISTRIBUTION

WATSON (1883 : 130 ; 1886 : 524-5, pl. 37, fig. 9) décrit *Stilifer brychius* à partir d'un individu en alcool, récolté par l'expédition du « Challenger » dans l'Atlantique Sud (station

* P. BOUCHET, *Laboratoire de Biologie des Invertébrés marins et Malacologie, Muséum national d'Histoire naturelle, 55 rue de Buffon, 75005 Paris.*

J. LÜTZEN, *Institut d'Anatomie Comparée, Université de Copenhague, 15 Universitetsparken, 2100 Copenhague.*

325 : 36°44' S—46°16' W) par 4 860 mètres. Il ne signale pas que son « *Stilifer* » était parasite d'un Échinoderme, ni *a fortiori* le nom de l'hôte.

Cependant, THÉEL (1882, pl. 22, fig. 3) dans son étude des Holothuries du « Challenger » figure sans commentaire une *Oneirophanta mutabilis* Théel (Holothurie Élasipode) parasitée par deux Prosobranches. L'expédition du « Challenger » a récolté des *O. mutabilis* à huit stations de l'Atlantique Sud, de l'océan Indien et du Pacifique ; sept individus ont été récoltés à cette même station 325 et il est très vraisemblable que c'est sur l'un d'eux que se trouvait *Stilifer brychius* Watson.

Au cours des expéditions du « Travailleur » et du « Talisman », un *Stilifer* fut récolté dans le golfe de Gascogne à la station 139 (46°06' N—09°10' W ; 4 789 m). LOCARD (1897 : 416, pl. 19, fig. 4-6) figure et décrit cette coquille sous le nom de *Stylifer abyssorum*. Il indique que le Gastéropode vivait fixé à la face inférieure d'une Holothurie, sans plus de précisions. Il s'agit très certainement du *Stilifer* sp. indiqué par FISCHER (1885 : 781) comme parasite d'*Oneirophanta*. D'ailleurs, si l'on s'en réfère à PERRIER (1902), la seule espèce d'Holothurie pêchée à la station 139 est l'Élasipode *Oneirophanta mutabilis*, et parmi les collections du Muséum une note manuscrite indique que l'une des *O. mutabilis* de la station 139 était parasitée par *Stilifer abyssorum* Locard.

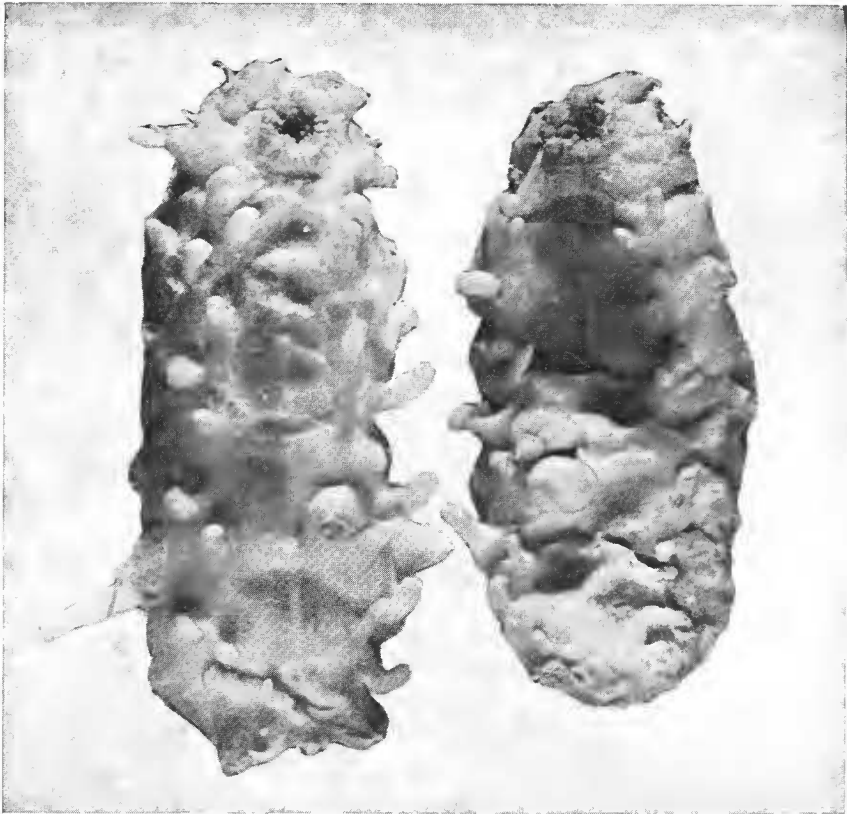


FIG. 1. — Face ventrale de deux *Oneirophanta* parasitées (individus A, B et G).

La comparaison des types de *Stilifer brychius* et *Stylifer abyssorum*, conservés au British Museum (Natural History), Londres, et au Muséum de Paris nous a permis de constater leur synonymie.

Le programme océanographique BIOGAS dans le golfe de Gascogne a permis de récolter à bord du N.O. « Jean Charcot » plusieurs individus d'*Oneirophanta mutabilis* parasités par des Gastéropodes Prosobranches qu'il nous a été facile d'identifier à « *Stilifer* » *brychius* Watson. La fixation à bord du matériel vivant nous a permis d'en faire une étude anatomique dont il a résulté la création du genre *Pisolamia* Bouchet et Lützen, 1976.

La synonymie du Gastéropode parasite *Pisolamia brychius* peut donc se résumer :

Pisolamia brychius (Watson, 1883).

Stilifer brychius Watson, 1883 : 130 ; WATSON, 1886 : 524-525 ; CLARKE, 1962 : 19.

Stilifer brychina : TRYON, 1886 : 293.

Stylifer abyssorum (Fischer, MS) ; LOCARD, 1897 : 416 ; CLARKE, 1962 : 19.

Stilifer sp. Fischer, 1885 : 781.

Pisolamia brychius : BOUCHET et LÜTZEN, 1976 : 1016.

Cent onze *Oneirophanta mutabilis* récoltées dans l'Atlantique Nord-Est ont été examinées. Dix-sept animaux parasités par *Pisolamia brychius* se répartissent comme suit :

	N ^{os} de prélèvement	Date de récolte	Animaux parasités	Animaux non parasités
« Jean-Charcot » : BIOGAS				
st. 2 : 47°30' N, 9°10' W 2 900-3 050 m	BIOGAS 5 CV 40	15-VI-74	1	6
st. 3 : 47°35' N, 9°35' W 4 100-4 200 m	BIOGAS 6 CP 14	23-X-74	0	10
st. 4 : 46°30' N, 10°25' W 4 700-4 800 m	BIOGAS 6 CP 15	25-X-74	0	1
	— CP 16	25-X-74	3	7
	— CP 17	25-X-74	3	5
hors-zone : 47°26' N, 9°38' W 4 160 m	BIOGAS 3 CV 29	28-VIII-73	0	1
« Jean-Charcot » : INCAL				
st. 2 : 48°12' N, 15°12' W 4 823-4 829 m	INCAL WS 03	1-VIII-76	0	5
	— WS 04	2-VIII-76	0	6
	— CP 10	31-VII-76	3	31
	— CP 11	1-VIII-76	2	17
st. 4 : 46°01' N, 10°15' W 4 796-4 804 m	INCAL CP 12	4-VIII-76	0	2
	— CP 13	5-VIII-76	3	3
	— WS 05	5-VIII-76	1	0
« Chain » : Campagne 106				
st. 328 : 50°05' N, 15°45' W 4 430 m			1	?

Vingt-six Gastéropodes parasitent les Holothuries. Il est commode, pour la suite du travail, de distinguer ceux qui ont servi à l'étude anatomique en leur affectant une lettre :

A et B (CP 16) : 2 grands individus (coquilles intactes 9×7 mm env.) attachés très près l'un de l'autre, fixés à l'alcool (MNHN) (fig. 1 et 2).

C et D (CP 16) : 1 individu, dont la coquille manque totalement, devait mesurer 4-5 mm ; un deuxième individu très jeune : fixés au formol, étudiés en sections sériées (ZMC).

E et F (CP 16) : 1 individu avec une coquille intacte (6×7 mm) ; l'autre a perdu sa coquille et les premiers tours de spire mais son mulle et son proboscis sont aussi gros que ceux du premier. Fixé au formol, E a été coupé en sections sériées (MNHN).

G (CP 17) : 1 individu complet, fixé au formol (MNHN) (fig. 1).

H (CP 17) : 1 individu complet, fixé au formol, étudié en sections sériées (ZMC).

I et J (CP 17) : 1 individu de taille moyenne ($5 \times 4,5$ mm) dont la coquille est brisée et un jeune attaché tout près ; fixés au formol ; I a été étudié en sections sériées (MNHN).

K (CV 40) : 1 individu dont la coquille bien conservée ($4 \times 4,5$ mm) a été utilisée pour l'étude de la protoconque (MNHN) (fig. 8).

L et M (CP 10) : 2 individus, de diamètre 6,5 et 2 mm, fixés au Bouin, étudiés en sections sériées (ZMC).

N et O (CP 11) : 1 gros individu de diamètre 7,0 mm et 1 jeune (hauteur 3,3 mm, diamètre 1,9 mm) situé sous lui, fixés au formol, étudiés en sections sériées (ZMC).

Q (CP 10) : 1 individu solitaire mesurant $4,8 \times 3,3$ mm, fixé au formol, étudié en sections sériées (ZMC).

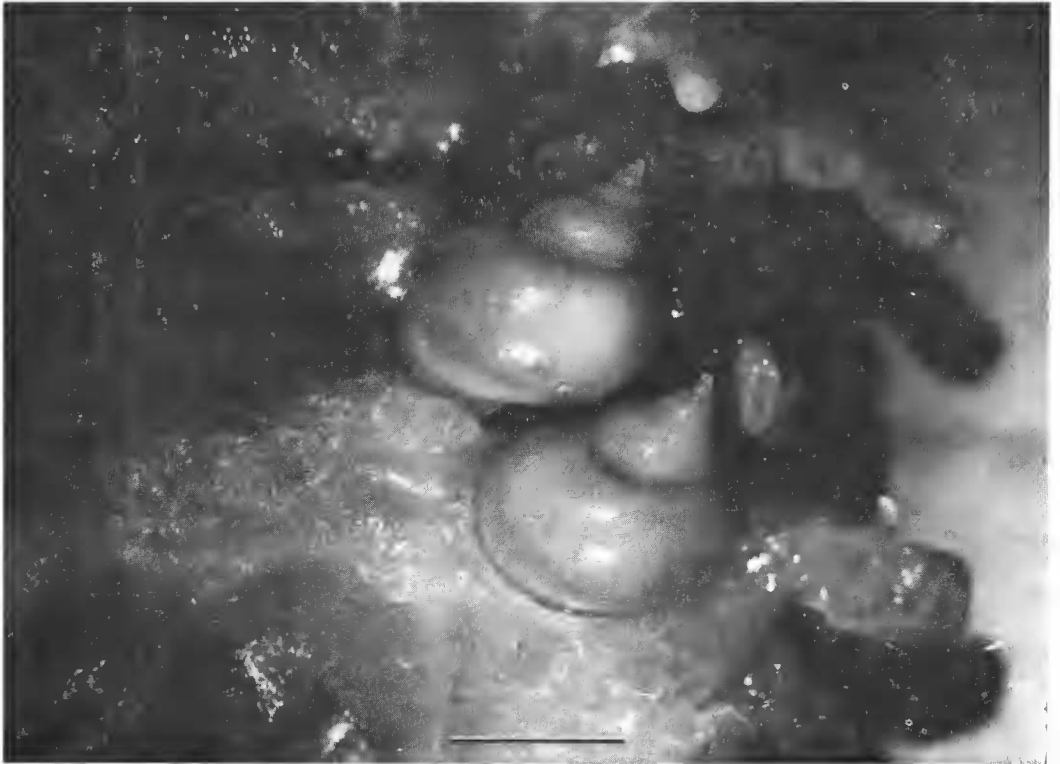


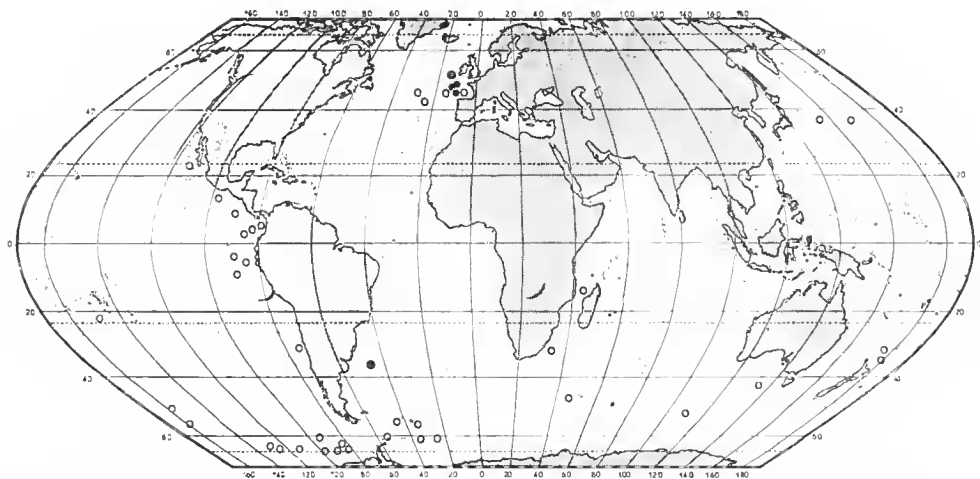
FIG. 2. — Deux *Pisolaria* (individus A et B) en place ; l'échelle représente 5 mm.

Quelques-unes des Holothuries (A, B, C, D, H, I, J) ont été disséquées avec soin pour étudier les relations anatomiques entre l'hôte et le parasite.

Par ailleurs, les auteurs suivants ont étudié des *O. mutabilis* sans mentionner l'existence d'un Gastéropode parasite : LUDWIG, 1894 (Pacifique oriental) ; CLARK, 1913 (1 individu : Basse-Californie) ; GRIEG, 1921 (10 ind. ; golfe de Gascogne) ; HÉROUARD, 1923 (4 ind. ; Atlantique N.-E.) ; EKMAN, 1927 et AGATEP, 1967 (1 et 36 ind. ; Antarctique) ; HANSEN, 1975 (24 ind. ; large de l'Afrique du Sud, canal de Mozambique et fosse des Kermadec). PAWSON (*in litt.*) indique que l'examen des collections de la Smithsonian Institution n'a révélé aucun parasite sur les nombreuses *Oneirophanta* pêchées dans le Pacifique, au large de la Basse-Californie, du Mexique et du Pérou, ou dans l'Antarctique.

Bien que l'hôte, *Oneirophanta mutabilis*, ait une distribution abyssale cosmopolite il semblerait donc que son parasite, *Pisolamia brychius*, soit limité aux populations atlantiques (carte).

Il est intéressant de noter que deux espèces de Copépodes commensaux sur le tégument d'*Oneirophanta mutabilis* ont été décrites (HUMES, 1974).



CARTE : Répartition de l'Holothurie *Oneirophanta mutabilis* : animaux parasités (●) et non parasités (○).

B — MORPHOLOGIE GÉNÉRALE

Le nombre de parasites par Holothurie varie entre un et cinq. Ils sont tous situés à la face ventrale, que ce soit dans l'interradius droit ou gauche, généralement dans une zone située entre le troisième et le quatrième cinquième du corps de l'hôte. Un seul *Pisolamia* se trouvait sur la ligne médiane ventrale.

La coquille

La coquille, blanche, globuleuse, a déjà été décrite de façon très complète par WATSON et LOCARD. Les plus grandes ont six tours de spire, dont le dernier occupe presque les quatre

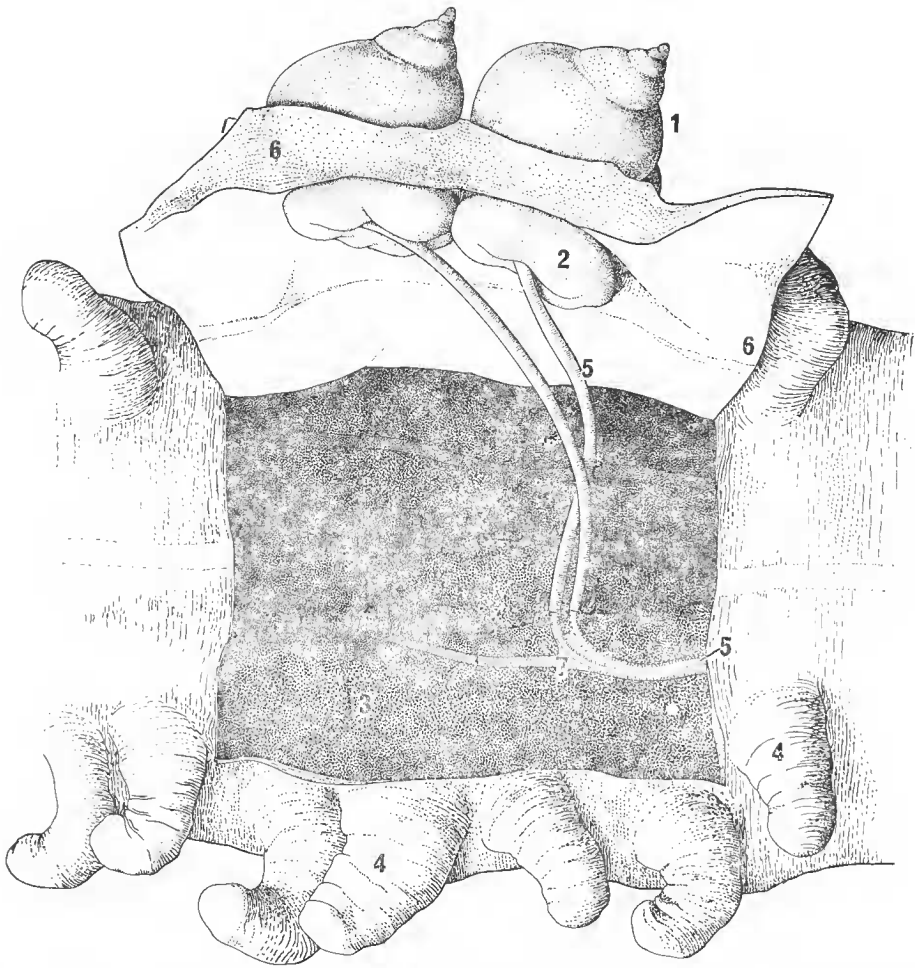


FIG. 3. — Dissection d'une *Oneirophanta*, montrant les relations hôte-parasite : 1, coquille du *Pisoloma* ; 2, disque du mufile du Gastéropode ; 3, intestin de l'Holothurie ; 4, podia de l'Holothurie ; 5, proboscis du parasite ; 6, tégument de l'hôte ; 7, vaisseau du système hémal de l'Holothurie.

inquièmes de la hauteur. La plus grande coquille est celle décrite par WATSON ($12,7 \times 9,9$ mm). La sculpture consiste en stries spirales incisées, très discrètes la plupart mais particulièrement fortes sur l'individu du « Chain ». Chez les individus jeunes, la coquille est moins globuleuse et la hauteur excède largement le diamètre : N, hauteur 3,3 mm, diamètre 1,9 mm ; H, $4,2 \times 3,0$ mm ; Q, $4,8 \times 3,3$ mm. La coquille est très mince et laisse voir par transparence l'animal, dont les tours supérieurs sont orangés. La protoconque est formée d'un tour et demi, lisse, mesurant $550 \mu\text{m}$ dans leur plus grande dimension, indiquant de toute évidence un développement direct ou, à la limite, lécithotrophe (fig. 8). Il n'y a pas d'opercule.

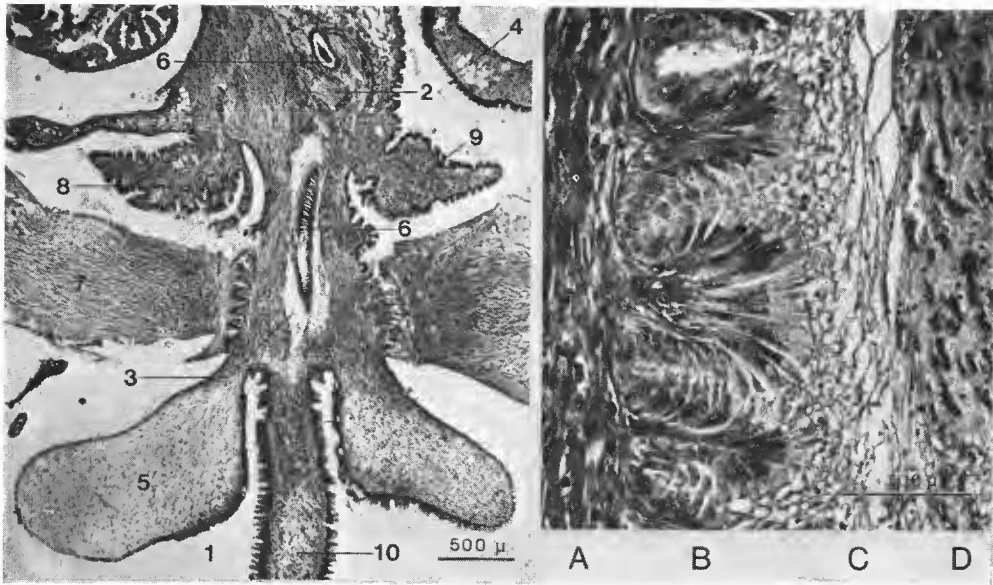


FIG. 4

FIG. 5

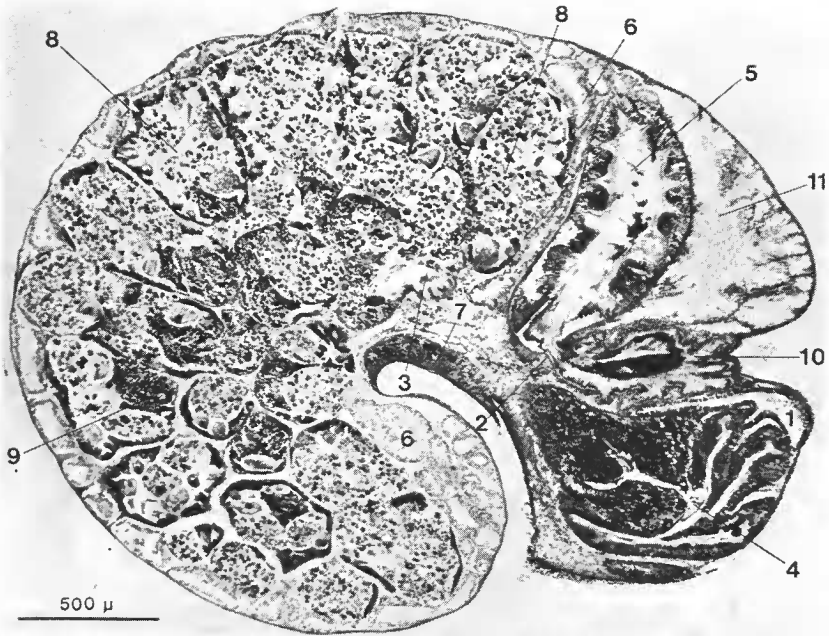


FIG. 6

FIG. 4. — Coupe longitudinale du mulle montrant le mode d'attache sur le tégument de l'Holothurie : 1, coelome de l'hôte ; 2, collier nerveux périœsophagien ; 3, lacune sanguine périœsophagienne ; 4, manteau ; 5, disque du mulle ; 6, œsophage ; 7, paroi ventrale (trivium) de l'Holothurie ; 8, pied ; 9, tentacule ; 10, trompe.

FIG. 5. — Zone d'attache du mulle au tégument de l'*Oneirophanta*. A et B : tissu conjonctif et lobes épithéliaux du *Pisolamia* ; C et D : tissu connectif lâche et compact de l'Holothurie.

FIG. 6. — Coupe de *Pisolamia* perpendiculaire à l'axe columellaire, au niveau de l'appareil génital : 1, cavité palléale ; 2, communication entre la glande de l'albumine et le réceptacle séminal ; 3, canal hermaphrodite ; 4, glande coquillière ; 5, glande de l'albumine ; 6, glande digestive ; 7, muscle columellaire ; 8, partie ovarienne de l'ovotestis ; 9, partie testiculaire de l'ovotestis ; 10, réceptacle séminal ; 11, rein.

Relations anatomiques

Nous avons vu (BOUCHET & LÜTZEN, 1976 : 1014) que *Pisolanima* n'est attaché à l'Holothurie que par son muflle (fig. 4). Au niveau du tégument de l'hôte, l'épithélium du muflle forme 6 ou 7 plis très réguliers reposant sur une assise de tissu conjonctif (fig. 5) ; mais le tégument contigu de l'Échinoderme est aussi modifié : son allure est moins compacte et consiste en un réseau plus ou moins lâche de fibres de tissu conjonctif. Le long des plis du muflle, ces fibres sont orientées perpendiculairement à la surface des cellules épidermiques du Mollusque. L'apparence générale de cette zone de contact laisse supposer une liaison permanente et il ne semble pas qu'une fois fixé le parasite puisse à nouveau quitter l'hôte.

Après avoir traversé le tégument de l'Élaspode, le muflle forme un énorme disque, lisse, qui n'est pas attaché à l'hôte. Du côté antérieur, concave, du disque, qui fait face à la cavité générale de l'*Oneirophanta*, sort un long proboscis grêle, finement annelé. Il contourne une anse intestinale puis montre un étranglement qui précède son entrée dans le système hémal (fig. 3).

Dans deux des Gastéropodes (H et I), le proboscis est assez court et n'est pas attaché aux organes de l'hôte. Sur A et B, au contraire, ils sont introduits tout près l'un de l'autre dans le système hémal dorsal de l'anse intestinale ascendante. Les proboscis de E et F s'introduisent également dans le système hémal de l'anse ascendante en deux points séparés par 10 mm environ. Le proboscis de C mesure 18 mm et suit la partie ventrale de l'anse ascendante, peut-être à cause de sa longueur beaucoup plus faible. Il montre, à 7 mm de son extrémité, le même étranglement caractéristique.

Nous donnons de ces observations, qui s'appuient aussi sur celles des coupes sériées. L'interprétation suivante : lorsque l'animal se nourrit, le proboscis est introduit jusqu'à la constriction dans un sinus du système hémal. Il est possible qu'il soit ensuite rétracté hors de cette lacune, comme c'est le cas des individus H et I, mais il est plus vraisemblable qu'il s'agisse d'un artefact dû au traumatisme de la capture et de la remontée dans le chalut.

C'est à l'endroit de l'étranglement, et à aucun autre, que le proboscis est attaché au sinus sanguin : l'épithélium du proboscis, qui est par ailleurs finement papilleux sur toute sa longueur, est lisse à cet endroit et étroitement appliqué contre l'endothélium du sinus. La partie étranglée remonte un peu à l'intérieur de la partie dilatée, qui forme une sorte de calotte autour de la perforation du sinus (fig. 7). Il est très clair, sur les individus E et F, que c'est de la lacune principale dorsale (ou externe) qu'il s'agit et il semble que cela soit aussi le cas pour A et B. Sur les autres animaux que nous avons examinés, les parois des sinus se sont plus ou moins rompues et il est difficile d'affirmer quoi que ce soit.

Il est peut-être bon de rappeler que les capillaires absorbants se trouvent sur la première anse descendante de l'intestin et sur l'anse ascendante (CUÉNOT, 1948). L'endroit où est introduit le proboscis du parasite est donc sans doute le plus riche du point de vue alimentaire.

C — ANATOMIE

À part les yeux, totalement absents, les organes sensoriels sont bien développés : les tentacules céphaliques sont de taille normale ; la cavité branchiale abrite un osphradium à la base d'une branchie monopctinée ; il y a des statocystes. Il est possible de distinguer

dans la masse nerveuse péri-œsophagienne une paire de ganglions cérébraux, pleuraux, pédieux et un ganglion sous-œsophagien. On reconnaît aussi le ganglion viscéral, le ganglion supra-œsophagien et les deux ganglions buccaux mais nous n'avons pas trouvé le ganglion de l'osphradium.

Le pied très déformé par la fixation est relativement petit quoique loin d'être atrophié ; les glandes pédieuses antérieure et postérieure s'ouvrent tout près l'une de l'autre.

Tube digestif

Le tube digestif s'ouvre à l'extrémité du proboscis par un pharynx allongé, auquel font suite un très long œsophage, l'estomac et la glande digestive. Il n'y a ni rectum ni anus

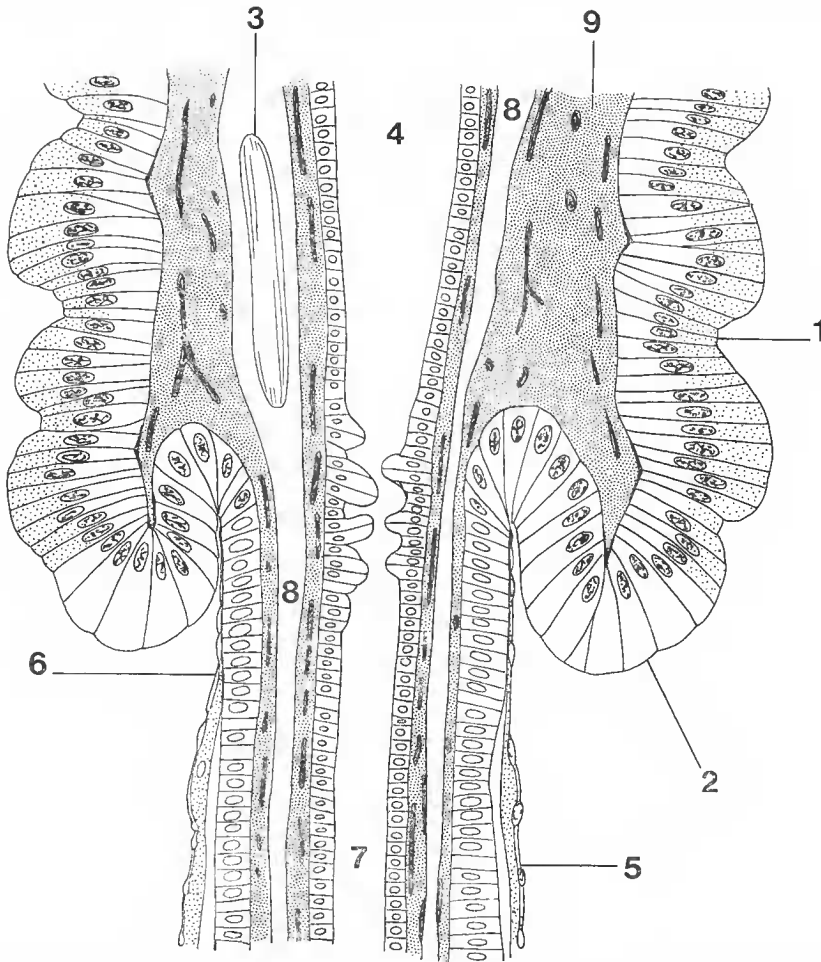


FIG. 7. — Coupe longitudinale du proboscis au niveau de l'entrée dans le vaisseau sanguin de l'Échinoderme : 1, épithélium ordinaire du proboscis ; 2, épithélium glandulaire du proboscis ; 3, muscle rétracteur buccal ; 4, œsophage ; 5, paroi du vaisseau sanguin de l'hôte ; 6, paroi du vaisseau hémal, appliqué sur la face externe de l'épithélium du proboscis ; 7, pharynx ; 8, sinus sanguin du parasite ; 9, tissu conjonctif.

Le pharynx s'étend dans toute la partie antérieure du proboscis, en avant de la constriction. Les ganglions buccaux sont dans l'épaisseur de la paroi pharyngienne, tout près de son ouverture : les connectifs cérébraux-buccaux font donc toute la longueur du proboscis, soit plusieurs centimètres ! Lorsqu'on approche de l'étranglement, la paroi du pharynx s'amincit par perte d'une couche de cellules vacuolisées. Cette zone marque la limite entre le pharynx et l'œsophage, dont la structure est beaucoup plus simple : un épithélium cubique entouré d'une fine assise de conjonctif musculaire. Cet œsophage « flotte » librement à l'intérieur du sinus sanguin qui remplit tout le proboscis. Sur l'un des animaux étudiés, nous avons pu voir que ce sinus communique avec un réseau de lacunes sanguines situées dans le disque du mufle.

Les deux paires de muscles rétracteurs buccaux commencent juste en arrière du collier péri-œsophagien. La première paire s'attache sur la paroi du sinus au niveau du disque du mufle ; l'autre au niveau de la constriction marquant le passage du pharynx à l'œsophage.

L'épithélium stomacal est formé de hautes cellules contenant de nombreuses vacuoles et inclusions. L'estomac communique par de nombreuses ouvertures avec la glande digestive. Dans l'œsophage et l'estomac des animaux (y compris I, dont le proboscis — nous l'avons vu — n'était pas introduit dans le système hémal), nous avons observé une grande quantité d'éléments figurés du sang de l'Holothurie, qui forme donc à coup sûr l'alimentation du *Pisolamia*. Ce qui est moins certain, c'est comment le parasite aspire cette nourriture : car nous n'avons pas pu mettre en évidence la musculature pharyngienne qui joue d'habitude le rôle de pompe chez les Gastéropodes parasites. Il faut cependant se rappeler que notre matériel n'était pas fixé pour une étude cytologique fine.

Bien que les relations morphologiques hôte-parasite laissent supposer une liaison permanente proboscis-système hémal, la persistance d'une paire antérieure de rétracteurs buccaux suggère que la partie pharyngienne du proboscis puisse être plus ou moins rétractée. Par ailleurs, l'interprétation la plus vraisemblable que l'on puisse donner du réseau de sinus du disque du mufle est celle de réservoir pour la lacune sanguine du proboscis. L'utilité d'un tel réservoir ne se comprend que si le proboscis est occasionnellement rétracté. Chez *Robillardia* (GOODING et LÜTZEN, 1973 : 9) et *Echineulima* (LÜTZEN et NIELSEN, 1975 : 190-1), ce sont les lacunes céphaliques qui jouent ce rôle de réservoir.

Reproduction

Nous avons examiné sur sections sériées les appareils génitaux de neuf exemplaires (C, E, H, I, L-O, Q) de taille comprise entre 1,7 et 7 mm.

Les deux plus petits exemplaires (L, N : diamètre 1,7 et 2,0 mm) sont en phase mâle. La gonade est formée d'un grand nombre d'aéini mâles qui se déversent directement ou indirectement dans un espace central ; de là part le spermiducte, large et rempli de sperme dans sa première partie, ensuite étroit et sinueux, qui conduit à la partie postérieure de la cavité palléale et se poursuit sous forme d'une gouttière palléale séminale ouverte jusqu'à l'extrémité du pénis. Une glande de la prostate est présente à l'ouverture du spermiducte. Le pénis est situé loin derrière le tentacule céphalique droit.

Chez deux exemplaires légèrement plus grands (H et Q : diamètre 3,0 et 3,3 mm), la périphérie des aéini s'est transformée en épithélium ovarien, dans lequel les plus grands ovocytes mesurent 25 à 35 μm de diamètre ; la partie centrale des aéini, comptant pour 65 à

70 % du volume total de la gonade, est toujours mâle. Chez C (diamètre 4-5 mm) les plus grands ovocytes ont un diamètre de 50 μ m. Chez I (diamètre 4,5 mm), les ovocytes de 60 \times 110 μ m, font saillie depuis l'épithélium périphérique dans la lumière des acini, mais il y a en plus quelques ovocytes beaucoup plus gros, chargés de réserves vitellines. Les parties mâle et femelle de la gonade occupent à peu près le même volume.



FIG. 8. — Protoconque de *Pisolamia* au microscope électronique à balayage (\times 160).

Quand on passe aux individus de diamètre supérieur ou égal à 6 mm (E, M et O), l'épithélium périphérique des acini est considérablement développé avec des ovocytes apparemment mûrs, d'un diamètre de 325 μ m environ. La partie centrale de la gonade et quelques-uns des acini produisent encore des spermatocytes. Le spermiducte s'est transformé en spermoviducte, dont la partie distale est ciliée. Il s'élargit en une courte bourse copulatrice, qui communique à une de ses extrémités avec un réceptacle séminal en forme de sac, contenant ou non de l'allosperme régulièrement disposé ; à l'autre extrémité, la bourse copulatrice communique avec une énorme glande capsulaire, dont les parois profondément plissées sont visibles par transparence à travers la coquille ; cette glande capsulaire communique sur toute sa longueur, par une fente, avec la cavité palléale.

Ainsi, *Pisolamia brychius* est d'abord mâle et se transforme graduellement en hermaphrodite simultané. Avec la croissance, la partie mâle de la gonade décroît proportionnellement en volume pour ne plus occuper que 5 % chez un individu de diamètre 7 mm (O). Il est peu probable que la gonade toute entière se transforme finalement en ovaire : cela excluerait la possibilité de fécondation croisée entre couple de partenaires de taille égale lorsque ceux-ci sont au maximum de leur production ovarienne. Il convient également

de noter que le pénis est toujours présent, quoique proportionnellement plus grand chez les individus de petite taille.

Le diamètre des ovules mûrs, atteignant 325 μm , confirme les résultats tirés de l'observation de la protoconque concernant le développement direct ou lécithotrophe de l'espèce (fig. 8). Par comparaison, les espèces suivantes ont un développement larvaire planctonique (THORSON, 1946 ; GOODING & LÜTZEN, 1973) et un diamètre des ovules mûrs de : *Pelseneeria stylifera*, 75 μm ; *Echineulima mittrei*, 85 μm ; *Stilifer linckiae*, 110 μm ; *Robillardia cernica*, 120 μm .

Les animaux sont apparemment capables de pondre des œufs à partir d'un diamètre de la coquille de 5-6 mm. Cependant, aucune capsule ovigère n'a été trouvée sur ou auprès de la dizaine d'individus non solitaires ayant atteint cette taille. Trois animaux mûrs (E, M et O) examinés en sections sérieées n'ont révélé d'œufs segmentés ni dans la glande capsulaire ni ailleurs dans le corps. Des juvéniles se trouvaient à côté de trois gros exemplaires mais ne pouvaient être leur descendance puisque deux d'entre eux étaient encore immatures et le troisième, quoique mûr, était sans partenaire. Il est donc vraisemblable que les capsules ovigères, fabriquées sans aucun doute dans la glande capsulaire, tombent sur le fond. Quatre juvéniles qui venaient de se fixer très récemment auprès d'un individu plus gros, se trouvent exactement au même stade de développement : ils viennent probablement de la même capsule ovigère, ce qui indiquerait des possibilités de dispersion très limitées et une vie larvaire planctonique extrêmement courte ou nulle.

Il semble par ailleurs que la glande capsulaire, la glande de l'albumine et le réceptacle séminal se forment par transformation de la gouttière séminale lorsque les animaux ont atteint un diamètre compris entre 2 et 3 mm.

D — DISCUSSION, CONCLUSION

La simplicité de l'appareil génital de *Pisolamia* montre une affinité avec les Eulimidae et les « Stiliferidae », si ce n'est que la gonade est hermaphrodite. Mais le pseudopallium, si caractéristique des « Stiliferidae » et des « Entoconchidae », manque totalement.

Le mode d'attache du mufler sur le tégument de l'Holothurie n'a été observé chez aucun autre genre. Nous avons déjà fait remarquer (BOUCHET & LÜTZEN, 1976 : 1015) que d'autres « Entoconchidae » se nourrissent de sang d'Holothuries. Parmi eux, une espèce à position systématique incertaine, *Gasterosiphon deimatis* (Koehler et Vaney, 1903), parasite de l'Élasipode *Deima blakei* Théel, a le plus de points communs avec *Pisolamia*.

Gasterosiphon (fig. 9) est un parasite interne, sans coquille, qui est en communication avec le milieu extérieur par un siphon pseudopalléal. Dans les deux seuls individus connus, ce siphon s'ouvre sur la face ventrale du *Deima*, pas très loin de la région cloacale. La masse viscérale est encore spiralée mais il n'y a ni yeux, ni tentacules, ni rein, ni cœur ; la cavité palléale a disparu et il n'y a donc pas de branchie. De la base du pseudopallium part le long proboscis finement papilleux qui va s'introduire dans le sinus principal du système hémal intestinal ; au point d'insertion, il s'épaissit considérablement mais nous n'avons pas de description fine de l'association hôte-parasite à cet endroit. L'œsophage court dans tout le proboscis au milieu du sinus sanguin ; il n'y a ni intestin ni anus.

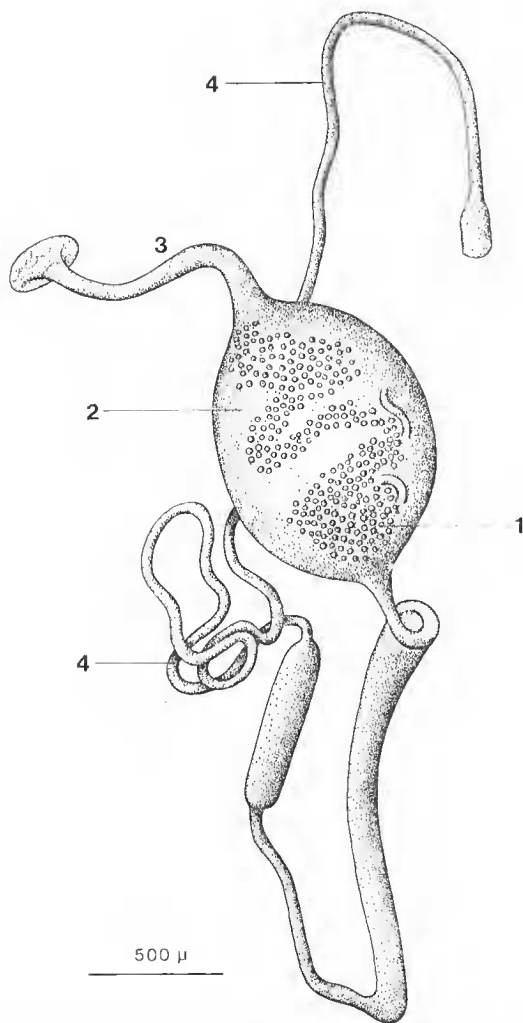


FIG. 9. — Vue générale de *Gasterosiphon deimatis* Koehler & Vaney : 1, masse spiralee d'ovules ; 2, renflement formé par la masse viscérale du parasite entourée du pseudopallium ; 3, siphon ; 4, trompe (d'après KOEHLER et VANEY, 1903).

Cette description tendrait à voir dans *Pisolamia* un ancêtre éloigné de *Gasterosiphon*. Au cours de l'évolution il serait devenu parasite interne en développant un pseudopallium à partir de son mufle, tout en restant en rapport avec la face ventrale de l'Élasipode.

De toute façon, il serait hautement souhaitable de pouvoir examiner d'autres *Gasterosiphon*. Un point dans la description de KOEHLER et VANEY n'est particulièrement pas clair : l'appareil génital y est décrit comme hermaphrodite mais nous suivrons SCHWANWITSCH (1917 : 139) lorsqu'il met en doute cette affirmation ; la description du prétendu testicule fait davantage penser à un réceptacle séminal et en conséquence l'individu examiné

devait être une femelle. Ce résultat est évidemment en contradiction avec notre hypothèse d'un lien de parenté entre *Gasterosiphon* et *Pisolamia*, mais correspond davantage à ce que l'on sait des « Entoconchidae » qui sont tous gonochoriques, sans exception.

Dans l'état actuel de nos connaissances, il semble que les familles Stiliferidae et Entoconchidae ont été trop strictement définies. Avec la découverte de nouveaux maillons évolutifs, elles n'apparaissent que comme des Eulimidae à pseudopallium et/ou coquille réduite ou nulle, dont elles constituent des termes avancés dans l'évolution vers le parasitisme. Le cas de *Pisolamia* montre que ce pseudopallium peut apparaître à des niveaux adaptatifs différents selon les lignées évolutives et il semble raisonnable de considérer notre parasite comme un Eulimidae spécialisé n'ayant pas encore acquis tous les caractères du niveau évolutif « Stiliferidae ».

Megadenus oneiophantae n. sp.

Sur une cinquantaine d'*Oneiophanta mutabilis* disséquées, deux présentaient sur l'intestin des boursouffures qui, une fois ouvertes, se sont révélées contenir des Gastéropodes parasites. L'un des hôtes (INCAL CP 12) n'avait qu'une seule boursouffure, contenant trois Gastéropodes. Sur la branche ascendante de l'intestin du deuxième (INCAL WS 03) se trouvaient deux renflements, juste devant un gros vaisseau hémal, contenant trois et six parasites. On voit assez distinctement le Gastéropode et son proboscis à travers la paroi intestinale semi-transparente. En aucun cas les parasites ne semblaient obstruer la lumière du tube digestif.

LOCALITÉ-TYPE : N.O. « Jean-Charcot » stn. INCAL CP 12, 46°00' N, 10°18' W, 4 796 m.

MATÉRIEL-TYPE : holotype ♀ et allotype ♂ au MNHN.

DESCRIPTION

Si l'on met de côté les 6 exemplaires juvéniles, deux types d'animaux peuvent être distingués : l'un grand, assez massif et orange, l'autre plus petit, plus élancé et blanchâtre. Les deux types se rencontrent dans chacun des trois renflements, aussi est-il tentant de les considérer respectivement comme femelle et mâle. Le matériel ayant été fixé à l'alcool, cette supposition n'a pu être vérifiée histologiquement. Si néanmoins elle est correcte, ce dont nous sommes convaincus, un renflement (CP 12) contient une grande ♀ et deux juvéniles, dont l'un est peut-être un jeune ♂ ; un autre renflement contient une petite ♀, un ♂ et un juv. ; le troisième contient une ♀ de taille moyenne, deux ♂ et 3 juv. Les différences de forme de la coquille dans les deux sexes rendent improbable l'existence d'un hermaphroditisme protandre chez cette espèce.

La plus grande ♀ (holotype) (fig. 10) mesure 9,3 mm de haut et 7,5 mm de diamètre ; la coquille a 1,5 tours embryonnaires et 6 tours postlarvaires dont le diamètre croît très rapidement. Le plus grand ♂ (allotype) (fig. 11) mesure 3,0 mm de haut, 1,6 mm de diamètre et 3 tours postlarvaires. La coquille est transparente, fine et fragile et montre de faibles stries de croissance. La suture est assez profonde.

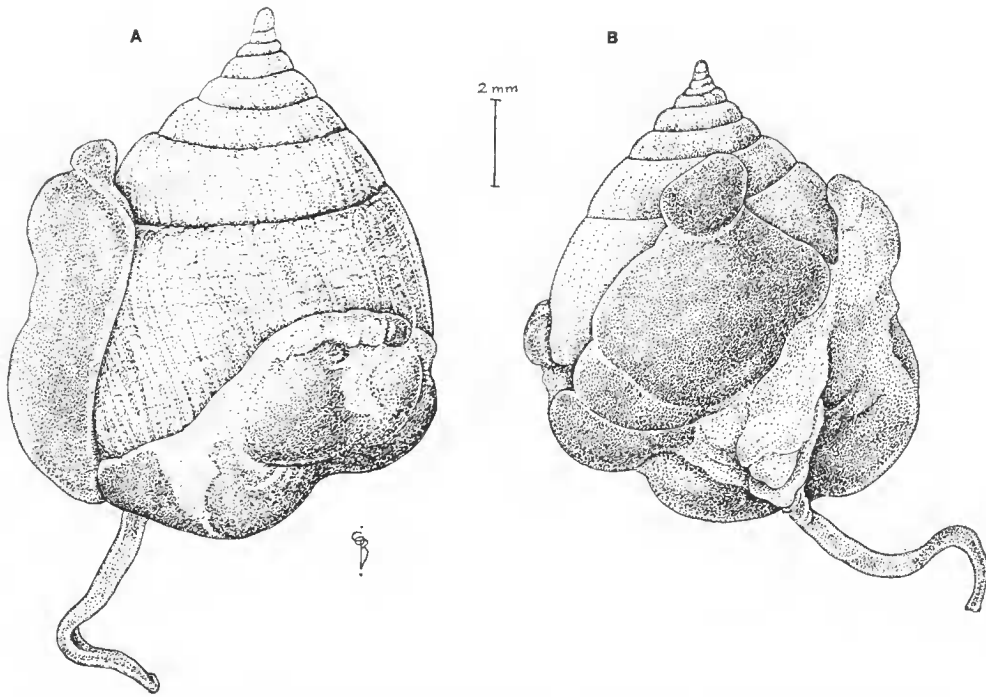


FIG. 10. — *Megadenus oneirophantae*, holotype ♀. A : vue dorsale, légèrement plus agrandie que la vue ventrale ; B : vue ventrale. (L'échelle de 2 mm se rapporte à la fig. 10 B.)

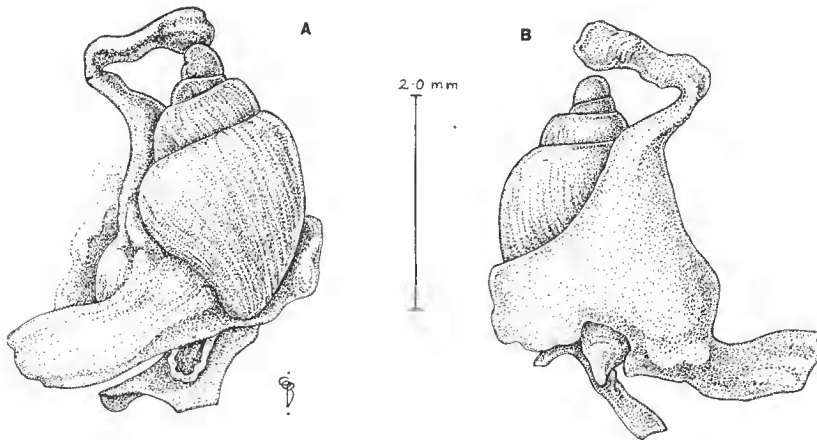


FIG. 11. — *Megadenus oneirophantae*, allotype ♂. A, vue dorsale ; B, vue ventrale.

Les deux sexes ont de volumineux organes qui ne peuvent pas être rétractés dans la cavité palléale, mais le mode de fixation en rend l'analyse délicate. Une partie pourrait représenter le pied. Il est plus que probable que la partie charnue en forme de cupule qui entoure la base de la coquille est le pseudopallium ; il ne recouvre pas la coquille mais s'est peut-être rétracté à la fixation. De sa partie inférieure sort un fin proboscis. Il est relativement court, sinueux et tout son cours est compris dans l'épaisseur de la paroi intestinale. Dans l'un des spécimens il semble qu'il se termine dans le vaisseau hémal principal qui accompagne l'intestin.

Nous n'avons pas vu de capsules ovigères. Dans deux des autres espèces connues de *Megadenus*, celles-ci sont déposées sur la coquille du ♂. La protoconque mesure environ 500 μm de long pour un diamètre de 420 μm , et indique, comme chez *Pisolamia*, que les œufs sont très gros et le développement direct ou lécitotrophe.

REMARQUES

Megadenus comprend quatre autres espèces, parasites d'Holothuries : *holothuricola* Rosén, 1910 ; *voeltzkowi* Schepman et Nierstrasz, 1913 ; *cantharelloides* Humphreys et Lützen, 1972 ; et une espèce encore non nommée (JONES et JAMES, 1970). Elles vivent dans l'intestin ou le système aquifère des Aspidochirotés et *M. oneirophanta* est la première espèce signalée sur une Élasipode. Chez les trois espèces déjà connues, mâles et femelles sont de taille comparable, alors qu'ici le mâle est beaucoup plus petit que la femelle.

Megadenus oneirophanta présente des caractères plus avancés et d'autres moins spécialisés que *Pisolamia* dans l'évolution vers le parasitisme. Ils représentent sans doute deux rameaux évolutifs différents d'Eulimidac parasites d'Holothuries.

Remerciements

Nous remercions M. LAUBIER (CNEXO), chef de mission, de nous avoir confié l'étude de ces parasites, Mme M. SIBUET (CNEXO) et M. PAWSON (USNM) pour l'examen des *Oneirophanta* de leurs collections, et Mme K. WAY (BMNH) pour son aide au British Museum. Les figures 10 et 11 ont été réalisées par Mme C. BEAUCHAMP.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- AGATEP, C. P., 1967. — Some Elasiopodid Holothurians of Antarctic and subantarctic seas. *Antarctic Res.*, ser. 11 : 49-71.
- BOUCHET, P., et J. LÜTZEN, 1976. — *Pisolamia*, nouveau genre de Gastéropode, parasite de l'Holothurie abyssale *Oneirophanta mutabilis*. *C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci., Paris*, **282** (10) : 1013-1016.
- CLARK, H. L., 1913. — Echinoderms from lower California. *Bull. Am. Mus. nat. Hist.*, **32** : 185-236.
- CLARKE, A. H., 1962. — Annotated list and bibliography of the abyssal marine Molluscs of the world. *Bull. natn. Mus. Can.*, **181** : 1-114.

- CUÉNOT, L., 1948. — Embranchement des Échinodermes. *In* : *Traité de Zoologie*, vol. 11. Paris, Masson.
- EKMAN, S., 1927. — Holothurien der deutschen Südpolar-Expedition 1901-1903 aus der Ostantarktis und von den Kerguelen. *Dt. Südpol.-Exped.*, **19** : 359-419.
- FISCHER, P., 1880-1887. — *Mannel de Conchyliologie et de paléontologie conchyliologique* (11 fascicules). 1369 p. F. Savy, Paris.
- GOODING, R. U., et J. LÜTZEN, 1973. — Studies on parasitic Gastropods from Echinoderms, 111 : A description of *Robillardia cernica* Smith, 1889, parasitic in the sea urchin *Echinometra* Meuschen, with notes on its biology. *Biol. Skr.*, **20** (4) : 1-22.
- GRIEG, J. A., 1921. — Echinodermata. *Rep. scient. Results Michael Sars N. Atlant. deep Sea Exped.*, **3** (2) : 1-47.
- HANSEN, B., 1975. — Systematics and Biology of the deep-sea Holothurians : part 1, Elasispoda. *Galathea Rep.*, **13** : 1-262.
- HEROUARD, E., 1923. — Holothuries provenant des campagnes des yachts « Princesse Alice » et « Hirondelle II » (1898-1915). *Résult. Camp. scient. Prince Albert I*, **66** : 1-163.
- HUMES, A. G., 1974. — New cyclopoid Copepods associated with an abyssal Holothurian in the eastern North Atlantic. *J. nat. Hist.*, **8** : 101-117.
- IVANOV, A. V., 1952. — Structure of the parasitic Gastropods Stiliferidae as the result of their mode of life. *Trudy lenigr. Obshch. Estest.*, **71** (4) : 86-140 (en russe).
- JONES, S., et D. B. JAMES, 1970. — On a Stiliferid Gastropod parasitic in the cloacal chamber of *Holothuria atra* Jaeger. *Proc. Symp. Mollusca Cochín*, **3** : 799-804.
- KOELLER, R., et C. VANEY, 1903. — *Entosiphon deimatis*, nouveau Mollusque parasite d'une Holothurie abyssale. *Revue suisse Zool.*, **11** : 23-41.
- LOCARD, A., 1897. — Mollusques Testacés, I. *In* : *Exp. Sc. Travailleur et Talisman*.
- LUDWIG, H., 1894. — The Holothurioidea. Reports on an exploration off the West coast of Mexico, Central and South America, and off the Galapagos Islands. *Mem. Mus. comp. Zool. Harv.*, **17** (3) : 1-183.
- LÜTZEN, J., et K. NIELSEN, 1975. — Contributions to the anatomy and biology of *Echineulima* n.g. (Prosobranchia : Eulimidae), parasitic on sea urchins. *Vidensk. Meddr dansk naturh. Foren.*, **138** : 171-199.
- PERRIER, R., 1902. — Holothuries. *In* : *Exp. Sc. Travailleur et Talisman* : 273-554.
- SCHWANWITSCH, B. N., 1917. — Observations sur la femelle et le mâle rudimentaire d'*Entocolax ludwigi* Voigt. *Zool. Věst.*, **2** : 1-147.
- THEEL, H., 1882. — Report on the Holothurioidea. I. *Rep. scient. Results Challenger, Zool.*, **4** (13) : 1-176.
- THORSON, G., 1946. — Reproduction and larval development of Danish marine bottom invertebrates. *Meddr Kommn Danm. Fisk.-og Havunders.*, ser. Plankton, **4** : 1-523.
- TRYON, W., 1886. — *Manual of Conchology*, vol. 8. Philadelphia.
- WATSON, R. B., 1883. — Mollusca of H.M.S. 'Challenger', part xvii. *J. Linn. Soc.*, **17** : 112-130.
- 1886. — Report on the Scaphopoda and Gastropoda collected by H.M.S. « Challenger » during the years 1873-1876. *Challenger Repts.*, *Zool.*, **15** (2) : 1-756.

